

# Pectínidos de las aguas de Castellón: faunística, taxonomía y evolución

Juan B. Peña<sup>1</sup> y Carlos Saavedra<sup>2</sup>

En la costa de Castellón existe un banco natural de pectínidos del que se extraen ejemplares adultos de vieira por las embarcaciones de arrastre, aunque las capturas no son importantes. En el proceso de captación de semillas dentro del banco natural, mediante el fondeo de colectores filamentosos, se han encontrado otras once especies de pectínidos, realizándose unas claves dicotómicas para diferenciar las semillas de pocos milímetros. Recientemente se han utilizado técnicas de biología molecular para diferenciar los pectínidos y estudiar su evolución.

*Palabras clave:* bivalvos, vieiras, morfología, sistemática, biogeografía, filogenia molecular, datación molecular, Mediterráneo.

## Pectinidae off Castellón (Spain) coast: fauna, taxonomy and evolution

In the Castellón coast there is a natural population of scallops that are caught by trawlers, though the catches are not important. During the spat settlement experiments in the scallop population ground, by means of the deployment of filamentous collectors, a total of 12 scallop species were caught and classified. We describe a dichotomy keys to elucidate these 12 spat species of very few millimeters in shell length. Recently, some molecular techniques have been used to differentiate the scallop species and to study their evolution.

*Key words:* bivalvia, scallops, morphology, systematics, biogeography, molecular phylogeny, molecular dating, Mediterranean.

A raíz de encontrar en los desembarcos de los barcos de pesca del arrastre de Peñíscola y Grao de Castellón cierto número de ejemplares de vieira (*Pecten jacobaeus* L.), en 1989 se inició el estudio de las poblaciones de esta especie en las costas de la Comunidad Valenciana, realizando una encuesta de capturas en las diferentes cofradías de pescadores. Al detectar un caladero con abundantes capturas en el Carreró (40°01' N, 0°26' E), situado entre 70 y 75 m de profundidad y a unas 13 millas marinas de Oropesa del Mar y a unas 22 millas de Peñíscola, se realizó un estudio del ciclo reproductor de la vieira (Mestre et al., 1990a; 1990b). Posteriormente, siguiendo la técnica japonesa de captación de semillas del medio natural (Taguchi & Walford, 1976; Ventilla, 1977) se realizaron los primeros intentos de fijación de larvas de pectínidos sobre las bolsas colectoras (Peña et al., 1995) en el Carreró y en el Arrecife de Cabanes (40°07' N, 0°13' E), situado a 18-20 m de profundidad, frente al Prat de Cabanes-Torreblanca, identificando en una primera fase sólo dos especies de pectínidos (Peña et al., 1995). Después de los primeros fondeos en el Carreró se

ensayaron las fijaciones de pectínidos en otros caladeros de la provincia de Castellón, como Roncabanes (39°56' N, 0°11' E), situado a 50 m de profundidad y la Roca de Garbí (39°55' N, 0°07' E), situado a 40 m de profundidad, ambas frente al Grao de Castellón; la Sobarra (40°20' N, 0°40' E), situado a 65 m de profundidad, frente a Peñíscola y, finalmente en el Voltant (40°06' N, 0°29' E), situado a 65 m de profundidad, frente a Alcocebre.

Con el tiempo, en los diferentes caladeros y a las profundidades descritas se fueron encontrando e identificando mayor número de especies de pectínidos, pasando de las dos iniciales (*P. jacobaeus* y *Aequipecten opercularis* L.) a cinco (*Mimachlamys varia* L., *Pallium incomparabile* Risso, *Flexopeten flexuosus* Poli) (Peña & Canales, 1993; Peña et al., 1996). Posteriormente, además de estas especies se identificaron *Perapecten commutatus* Monterosato y *Pseudamysium clavatum* Poli (Peña et al., 1994; 2005) y en Peña et al. (1997) se describió *Flexopeten glaber* L. y se diferenció *Crassadoma multistriata* Poli de *M. varia*. Actualmente se ha llegado a las 12 especies al encontrar escasos ejemplares

<sup>1</sup> Juan B. Peña. Instituto de Acuicultura de Torre la Sal, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 12595 Ribera de Cabanes (Castellón). jpenya@iats.csic.es

<sup>2</sup> Carlos Saavedra. Instituto de Acuicultura de Torre la Sal, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 12595 Ribera de Cabanes (Castellón). saavedra@iats.csic.es

de *Delectopecten viterus* Gmelin, *Karnekampia bruei* Payraudeau y *Lissopecten hyalinum* Poli.

La mayoría de publicaciones sobre taxonomía de los pectínidos describen las características morfológicas, el hábitat y la distribución geográfica de los ejemplares adultos (Rombouts, 1991; Wagner, 1991; Poppe & Goto, 2000). Sin embargo, en escasos artículos se describen las larvas y juveniles de estas especies, por lo que a la hora de identificar las semillas de escasos milímetros capturadas en los colectores resulta difícil. Por consiguiente, este artículo se centra en la identificación de los juveniles de las 12 especies de pectínidos que frecuentan la costa castellanense, cuyo objetivo fue la realización de una clave dicotómica que permita clasificar los pectínidos del Mediterráneo occidental utilizando una lupa binocular.

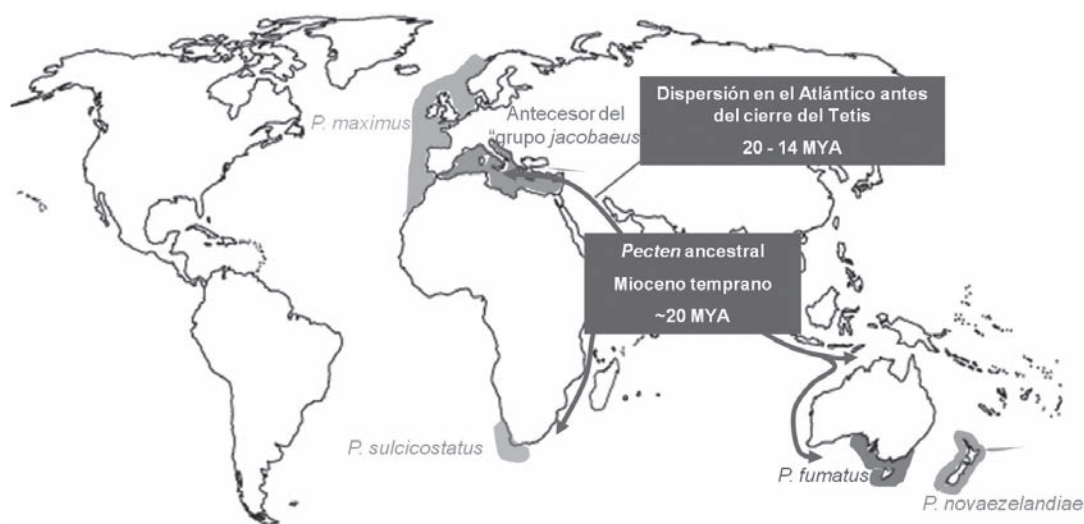
Una de las herramientas más poderosas para resolver cuestiones de tipo sistemático, taxonómico o de biodiversidad es la biología molecular, especialmente la secuenciación del ADN. Mediante métodos filogenéticos bien desarrollados se puede determinar el parentesco evolutivo de las variedades, razas y especies, y poner fechas aproximadas al momento de su origen. También se pueden estudiar diversos aspectos de la demografía y de la adaptación al medio utilizando técnicas de genética de poblaciones.

En publicaciones anteriores abordamos algunas de estas cuestiones en torno a la especie más emblemática de los pectínidos castellanenses, que es la vieira mediterránea (*P. jacobaeus*). Esta especie fue descrita por Linneo en 1758, quien la separó de la vieira atlántica *P. maximus* por las diferencias obvias en la morfología de la concha. Sin embargo, los primeros estudios moleculares indicaron que las diferencias entre las dos especies eran muy tenues, más propias de las que se encuentran habitualmente entre poblaciones

de la misma especie que entre especies bien diferenciadas (para una revisión ver Saavedra 2007). Nuestros estudios permitieron determinar que la vieira atlántica penetra en el Mediterráneo hasta el Mar de Alborán, y que se separa de la vieira mediterránea a través del frente oceanográfico Almería-Orán (Ríos et al., 2002; Saavedra & Peña, 2004). Este frente se sitúa en el límite oriental del mar de Alborán y es un límite biogeográfico para muchas especies, y también un punto de diferenciación genética entre poblaciones de una misma especie (Patarnello et al., 2007).

Otra cuestión debatida es el origen de las vieiras europeas que abordaremos en el presente artículo. Tradicionalmente se ha aceptado la hipótesis de Fleming (1957), posteriormente adaptada por Waller (1991), según la cual el género *Pecten* se originó en lo que es hoy el océano Índico, a principios del Mioceno (hace unos 20 millones de años) (Fig. 1). En aquel tiempo existía una conexión entre lo que luego serían las cuencas atlántica e índica, denominada mar de Tetis. El Tetis se cerró a finales del Mioceno, hace unos 15 millones de años (Rögl, 1998), para formar el mar Mediterráneo y los mares Rojo y Arábico, y como consecuencia las especies residentes en ambas zonas quedaron aisladas y evolucionaron independientemente. El grupo aislado en el Mediterráneo habría dado lugar a las actuales *P. maximus* y *P. jacobaeus*, y el grupo del océano Índico se habría dispersado dando lugar a las especies *P. sulcicostatus* Sowerby II y *P. benedictus* de África, *P. fumatus* Reeve y *P. modestus* Reeve de Australia, y *P. novaezelandiae* Reeve de Nueva Zelanda. Todas estas especies constituyen lo que Fleming denominó el "grupo jacobaeus".

En un artículo anterior realizamos una primera evaluación de la hipótesis de Fleming mediante el estudio de secuencias del gen que codifica el RNA 16S del genoma mitocondrial



**Figura 1** | Distribución de las especies estudiadas en este trabajo y modelo de Fleming-Waller (FW) para la diversificación evolutiva del "grupo jacobaeus".

**Figure 1** | Distribution of the species studied in this work, and Fleming-Waller (FW) model of evolutionary diversification of the "jacobaeus group".

en *P. jacobaeus*, *P. maximus*, *P. fumatus* y *P. novaezelandiae* (Saavedra & Peña, 2004). Nuestros resultados indicaron que la divergencia observada entre las especies de la cuenca Atlantomediterránea y las de Australasia era demasiado pequeña para ser compatible con una separación en el Mioceno. Propusimos una hipótesis alternativa basada en las consideraciones de Vermeij (1992) y Beu & Darragh (2001). Según esta hipótesis las especies de *Pecten* del Atlántico norte y del Mediterráneo serían las especies más antiguas del “grupo jacobaeus”, se habrían dispersado a Suráfrica aprovechando el periodo frío de mediados del Plioceno y posteriormente se habrían dispersado a Australia y Nueva Zelanda, aprovechando la Corriente Circumpolar Austral que fluye de oeste a este en el hemisferio sur. Hemos denominado a esta hipótesis el modelo de Vermeij-Beu-Darragh (VBD) (Fig. 3). Al modelo de Fleming-Waller nos referiremos como “modelo FW”.

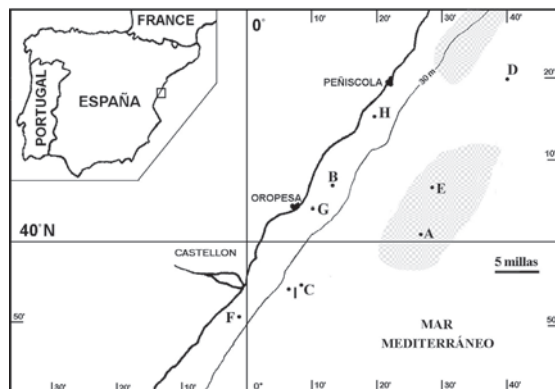
En este artículo presentamos los primeros resultados de una evaluación del modelo VBD. Además de las especies anteriormente estudiadas de Europa, Australia y nueva Zelanda hemos incluido una de las dos especies surafricanas (*P. sulcostatus*). Por otra parte, hemos ampliado los genes secuenciados a tres, al incluir los genes que codifican los RNA 12S y 16S mitocondriales.

## Material y métodos

### Zona de estudio

En la Figura 2 se muestra el mapa de la costa de Castellón en la que se han marcado los nueve puntos de fondeo de los colectores, en los que se han recolectado las diferentes especies de pectínidos. Además de los seis caladeros descritos en la introducción, a partir de 2001 y hasta 2009, se utilizaron las instalaciones de tres piscifactorías para el engorde de peces (dorada y lubina) en jaulas flotantes. Una situada a la salida del puerto pesquero de Burriana (39°51' N, 0°01' W), sobre fondos de arena y rocas entre 15 y 22 m de profundidad y explotada por la empresa CRIMAR. La segunda granja marina estaba localizada cerca del puerto deportivo de Oropesa del Mar (40°04' N, 0°10' E), sobre fondos de arena entre 25 y 29 m de profundidad, que estaba explotada por la empresa PISCIMED. La tercera granja marina se encontraba a la salida del puerto deportivo de Alcocebre (40°15' N, 0°19' E), situada a 15-20 m de profundidad, y propiedad de la empresa Peix d'Or.

Los diferentes puntos de muestreo se eligieron por estar situados encima de formaciones rocosas que, en teoría, los pescadores del arrastre evitan para no romper las redes (Carreró, Voltant, Roncabanes, Roca de Garbí y Sobarra) y en la playa de Torre de la Sal (Arrecife de Cabanes) profundidad a la que está prohibido pescar. A pesar de tomar estas precauciones, en los caladeros de Roncabanes y la Roca de Garbí algunos barcos de arrastre de Burriana y Castellón pasaron pegados a las rocas y sus redes se enredaron con los cabos de los colectores, de forma que en otoño sólo



**Figura 2 |** Mapa de la localización de los nueve puntos muestreados en la costa de Castellón. A: Carreró, B: Arrecife de Cabanes, C: Roncabanes, D: Sobarra, E: Voltant, F: Burriana, G: Oropesa, H: Alcocebre, I: Roca de Garbí. Las zonas sombreadas indican la distribución de la población natural de vieira.

**Figure 2 |** Map of the nine locations of collector deployment in the Castellon coast. A: Carreró, B: Arrecife de Cabanes, C: Roncabanes, D: Sobarra, E: Voltant, F: Burriana, G: Oropesa, H: Alcocebre, I: Roca de Garbí. The dashed zones indicate the wild population distribution of the scallops.

se recuperaron algunas bolsas, por lo que los resultados no se han contabilizado. A consecuencia de este hecho, en la Sobarra se fondearon los colectores unos días después de empezar la veda de los barcos de arrastre y se recuperaron unos días antes de que éstos volvieran a faenar. La suspensión de los colectores de las instalaciones de las granjas marinas permitió recuperar una mayoría de las bolsas.

### Colectores

La técnica de captación de semillas de pectínidos consiste en colocar cerca del fondo, independientemente de la profundidad de la columna de agua, materiales filamentosos que sirvan de soporte para que las larvas se fijen para sufrir la metamorfosis. Estos materiales se encierran en bolsas de malla que permitan entrar a las larvas de pectínidos, pero impidan su salida cuando las semillas decidan desprenderse del filamento y empezar una vida libre sobre el bentos.

Las líneas colectoras constan de una soga de 12 mm de grosor y de una longitud unos 10-15 m mayor que la profundidad donde se vayan a fondear. Así, por ejemplo, en el Carreró se empleaban cabos de 90 m, en un extremo se ataban uno o dos bloques de cemento de unos 50 kg y en el otro extremo una boya de superficie. Según la profundidad, se ataban 7, o 10 o 14 bolsas colectoras separadas unos 50-60 cm entre ellas. Estas bolsas siempre se distribuían cerca del fondo, empezando a un metro o dos por encima del muerto de cemento y a unos dos metros de la última bolsa se ataba un flotador de inmersión que mantenía el cabo en posición vertical. A unos 3 m de la boya de superficie se colocaban varias plomadas para hundir la soga sobrante, impidiendo que flotara y se enredara en las hélices de los barcos.

A lo largo de los años se han ensayado diferentes tipos de bolsas de malla y del contenido. En términos generales, las bolsas de polietileno eran las usadas para el embalaje de cebollas o naranjas, de 35 x 40 cm y una malla de 11 mm de luz, aunque también se emplearon bolsas chilenas de 75 x 40 cm y una malla de 2 mm. En las primeras se podían escapar algunas semillas pasando por la malla, cosa que en las chilenas era imposible y se recuperaba mayor número de semillas. El contenido de las bolsas, en un principio, fue un fragmento de monofilamento de unos 25 a 30 g en peso seco de la red de nylon que se usa para la pesca del trasmallo, después se sustituyó por una bolsa para envasar mejillones y una bolsa para empaquetar judías verdes o las de las naranjas.

## Fijación

Debido a que la época natural de desove de la vieira en el Mediterráneo occidental empieza en diciembre y se prolonga hasta mayo, con un pico en marzo y abril (Mestre et al., 1990b) y teniendo en cuenta que las larvas planctónicas tardan de 25 a 35 días en buscar un sustrato para la fijación (Dao, 1991), según la temperatura del agua, los colectores siempre se han fondeado en marzo o abril. Generalmente, la recuperación se ha realizado en otoño, cuando la temperatura del agua empieza a bajar de los 20°C, excepto en algunos años que se ha realizado en verano, para recuperarlos antes de que los barcos de pesca los puedan arrastrar y destruir.

En algunas ocasiones durante la recuperación de los colectores, en la cubierta de la embarcación, las bolsas se introdujeron individualmente en botes etiquetados de 2 L de capacidad, con agua de mar y formaldeído al 4%. Posteriormente, en el laboratorio, se identificaron las diferentes especies, siguiendo las indicaciones de Rombouts (1991) y Wagner (1991), se contaron según la posición de la bolsa a lo largo de la línea y se midió la altura de la concha mediante un pie de rey con una precisión de 0,01 mm. Sin embargo, en la mayoría de las ocasiones, las semillas de pectínidos de unos seis meses se identificaron en la embarcación, a simple vista, y se distribuyeron en cestas de cultivo, donde continuaron su engorde hasta alcanzar la talla comercial. Cuando la recuperación de los colectores se hacía a los dos meses, las semillas medían escasos milímetros de altura, por lo que el contenido de cada bolsa se guardaba en frascos de cristal con etanol de 70°. Estas semillas se identificaban a la lupa binocular según Waller (1991), Peña et al. (1998) y Waller (2006), se medía la altura con la ayuda del ocular graduado de la lupa y se destinaban al montaje sobre portas para su observación al microscopio electrónico de barrido (MEB).

## Muestreo, secuenciación de ADN y análisis de secuencias

Se obtuvieron muestras de músculo aductor de *P. maximus* de Galicia (España), *P. fumatus* de Tasmania, *P. sulcicostatus* de Cape Town (Sudáfrica) y de *P. novaezelandiae* de la isla Norte de Nueva Zelanda. No se incluyó una muestra

específica de *P. jacobaeus* porque un estudio preliminar indicó que presenta la misma secuencia que *P. maximus*, en concordancia con estudios previos basados en el gen del RNA 16S (Saavedra & Peña, 2004). Las muestras se mantuvieron en etanol 70% hasta la extracción de ADN, que se llevó a cabo mediante precipitación salina. Se amplificó un fragmento de 600 pares de bases (pb) del gen de la citocromo oxidasa I (COI), otro del gen del RNA 12S de uso 400 pb, y otros del gen del RNA 16S de unos 500 pb, mediante PCR. Se utilizaron los cebadores de Folmer et al. (1994) para COI y los de Saavedra & Peña (2006) para los genes de los RNA. Las secuencias se editaron con el programa BioEdit (Hall, 1999) y se alinearon con Clustal W (Thompson et al., 1994). Se determinaron las distancias entre secuencias sin corrección (p-distance) y mediante el método de 2 parámetros de Kimura (1980) con corrección gamma. Se obtuvo un árbol filogenético mediante el método de unión de vecinos (neighbor joining; Saitou & Nei, 1987) basado en las distancias K2P con corrección gamma. La confianza de los agrupamientos se determinó mediante el método bootstrap. Como grupo externo se han utilizado *Euvola zizac* L. y *Nodipecten nodosus* L. ambas capturadas en Venezuela. Los análisis se llevaron a cabo con el software MEGA (Kumar et al., 2001).

## Resultados

### Diversidad de los pectínidos de las costas de Castellón

En los caladeros experimentados se han identificado un total de doce especies de pectínidos, pero no todas las especies se encuentran en los nueve puntos de muestreo. Así, las tres especies de elevado valor comercial, la vieira (*P. jacobaeus*), la volandeira (*A. opercularis*) y la zamburiña (*M. varia*), se encuentran en todos los caladeros junto a *C. multistriata*. *F. flexuosus* se presentó en todos los caladeros, excepto en el Voltant, con una marcada preferencia por los fondos someros. Por el contrario, *P. incomparabile*, que sólo aparece en zonas profundas, no se encontró en las tres granjas marinas. Por otro lado, *P. clavatum* y *P. commutatus* frecuentaron los colectores situados a mayor profundidad (Sobarra, Carreño y Voltant) y no están a profundidades inferiores a 50 m, mientras que *F. glaber*, solamente se capturó en los colectores fondeados en la zona somera del Arrecife de Cabanes. *L. hyalinum* se encontró en pequeñas cantidades en las granjas marinas de Alcocebre y Oropesa y en el Arrecife de Cabanes. *D. vitreus*, se fijó en muy pocas bolsas fondeadas en Alcocebre y Oropesa, mientras que de *K. bruei* sólo se encontró un ejemplar en el caladero del Arrecife de Cabanes. La abundancia de semillas de las diferentes especies de pectínidos en los siete caladeros frecuentados con varias campañas de asentamiento se han representado en la Figura 3, a excepción de Roncabanes y la Roca de Garbí, de los que se recuperaron muy pocas bolsas y no se han computado las fijaciones.

En los tres caladeros situados a mayor profundidad y en la granja marina de Oropesa, la especie más habitual fue *A. opercularis*, mientras que en las piscifactorías de Alcocebre y Burriana la especie más cuantiosa fue *M. varia*. Un caso aparte se encontró en el Arrecife de Cabanes, donde la especie más abundante fue *F. flexuosus* con un 43,3% de los pectínidos fijados, seguida de *A. opercularis* (21,4%) y *M. varia* (18,1%).

En el Carreró la volandeira superaba el 54,3% de las fijaciones, la zamburiña se quedaba en un 4,6% y la vieira en un 2,4%. En este caladero cabe destacar la presencia masiva de *P. incomparabile*, especie sin valor comercial, y una de las especies raras (*P. commutatus*).

En la Sobarra la volandeira representaba el 63,2% de los pectínidos, seguida de lejos por *P. clavatum* (11,7%), *P. jacobaeus* (8,4%) y *M. varia* (7,7%). *P. incomparabile* redujo su porcentaje considerablemente al quedar en un 6,5%. El resto de especies apenas superaron el 1%.

En el Voltant el asentamiento de los pectínidos mostró unas proporciones similares al vecino caladero del Carreró (Fig. 6) con un predominio de semillas de *A. opercularis* (55,5%), que junto a las de *P. incomparabile* (32,2%) suponían casi el 90%, dejando a la vieira un 4,9% y a la zamburiña un 0,1%. De las tres granjas marinas ensayadas, la de Oropesa registró unos resultados similares a los de los caladeros más profundos que a los de las otras dos piscifactorías. La volandeira con un 60% de las fijaciones junto a las de la zamburiña con 14,7% y la vieira (9,9%) suponen casi el 85% de los pectínidos recolectados, quedando las especies no comerciales reducidas a un 15%.

La mayor proporción de zamburiñas se cosechó en la granja marina de Alcocebre con más de un 82% de todos los pectínidos. La volandeira (7,4%) y la vieira (6,6%) sumaron otro

14%, por lo que las especies sin valor comercial quedaron reducidas a valores escasos (3,9%).

En la piscifactoría de Burriana (Fig. 9) también se observó un mayor predominio de zamburiñas (79,7%), que con el 7,4% de volandeiras y el 2,7% de vieiras, representaron casi el 90% de los pectínidos. En esta granja marina no se encontraron ejemplares de *L. hyalinum*, presentes en pequeño número en las otras dos piscifactorías y en el Arrecife de Cabanes.

Diferenciación de formas juveniles por los caracteres morfológicos al MEB

En Peña et al. (1998) se hizo un primer intento de diferenciar ocho especies de pectínidos de las aguas marinas de Castellón, pero ahora se describen las claves dicotómicas que permitan diferenciar las semillas de estos pectínidos (Anexo I).

Diversificación evolutiva de las vieiras del género Pecten

Para el presente análisis se obtuvieron 3 secuencias de *P. maximus*, 5 de *P. sulcicostatus*, 3 de *P. fumatus*, 2 de *P. novaezelandiae* y una de cada una de las 2 especies utilizadas como grupo externo. Las distancias entre *P. fumatus* y *P. novaezelandiae* variaron entre 0,006 y 0,010. Las distancias entre el grupo *P. maximus* y *P. sulcicostatus* estuvieron comprendidas entre 0,031 y 0,042. Las distancias entre *P. maximus* y el grupo *P. fumatus* / *P. novaezelandiae* variaron entre 0,030 y 0,040, y entre *P. sulcicostatus* y el grupo *P. fumatus* / *P. novaezelandiae* lo hicieron entre 0,026 y 0,035. El árbol filogenético obtenido a partir de las distancias K2P con corrección gamma se muestra en la Fig. 4. Se observa

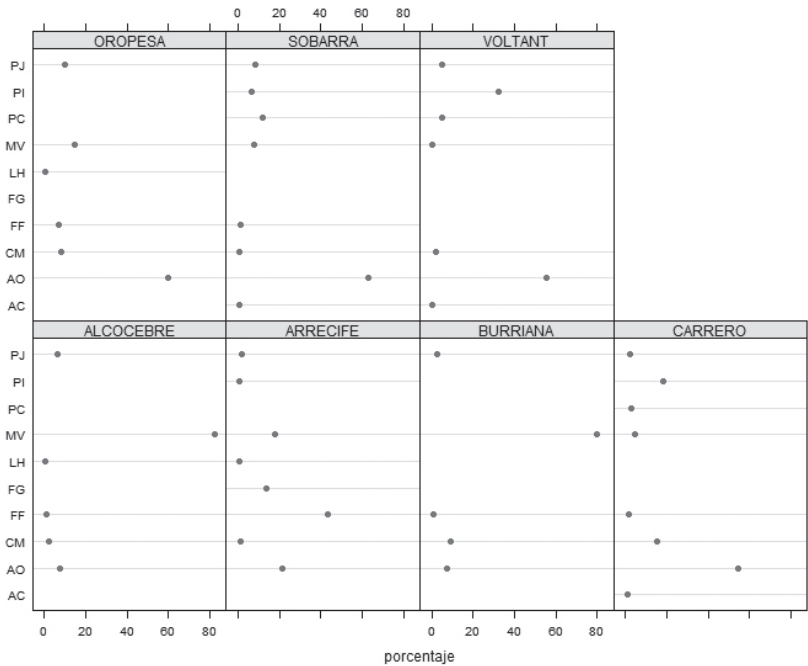


Figura 3 | Porcentaje de semillas de pectínidos capturadas en los caladeros estudiados. FF: *F. flexuosus*, LH: *L. hyalinum*, FG: *F. glaber*, PI: *P. incomparabile*, AO: *A. opercularis*, MV: *M. varia*, CM: *C. multistriata*, PJ: *P. jacobaeus*, PC: *P. clavatum*, AC: *P. commutatus*.

Figure 3 | Percentage of pectinids spat collected at the studied grounds. FF: *F. flexuosus*, LH: *L. hyalinum*, FG: *F. glaber*, PI: *P. incomparabile*, AO: *A. opercularis*, MV: *M. varia*, CM: *C. multistriata*, PJ: *P. jacobaeus*, PC: *P. clavatum*, AC: *P. commutatus*.



que la rama más antigua del género *Pecten* es la que contiene las secuencias del grupo *P. jacobaeus* / *P. maximus*. A continuación se separa *P. sulcicostatus* y finalmente el grupo de especies de Australasia (*P. fumatus* y *P. novaezelandiae*). Las edades de estos clados se determinaron utilizando un reloj molecular basado en la separación de *P. fumatus* y *P. jacobaeus*. Esta separación tuvo lugar hace poco más de un millón de años (Beu & Darragh, 2001). Como la divergencia observada fue de 0,006 a 0,010, la tasa de evolución del gen COI se puede estimar en 0,0027 a 0,0045 por millón de años. Si se aplica esta tasa a la divergencia de las especies estudiadas, se obtiene una estima de 3,4 – 7,8 millones de años para la divergencia *P. sulcicostatus* respecto a *P. maximus* / *P. jacobaeus* y 2,9 – 6,5 millones de años para la divergencia del grupo *P. fumatus* / *P. novaezelandiae* de *P. sulcicostatus*.

## Discusión y conclusiones

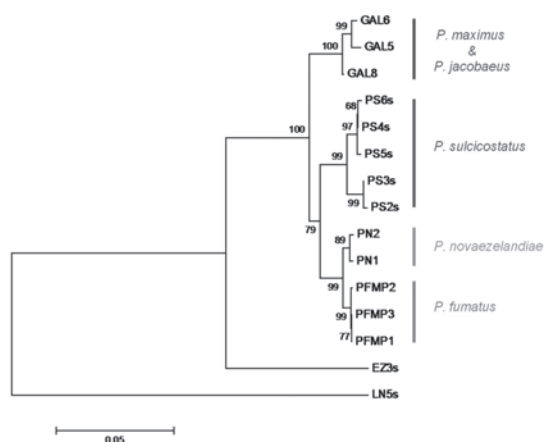
### Biodiversidad de los pectínidos en las costas de Castellón

En la costa de Castellón se pueden encontrar doce especies de pectínidos, algunas muy abundantes como *A. opercularis*, *M. varia*, *F. flexuosus* y *P. incomparabile*, y otras en número moderado como *P. jacobaeus*, *C. multistriata* y *P. clavatum*. Las especies escasas fueron *P. commutatus*, *F. glaber* y *L. hyalinum*, mientras que las raras o esporádicas fueron *D. vitreus* y *K. bruei*. Según la profundidad se pueden encontrar unas especies u otras, así *P. commutatus* y *P. clavatum* sólo se fijan a más de 50 metros de profundidad, mientras que *F. flexuosus*, *F. glaber* y *L. hyalinum* son más frecuentes en zonas someras.

Generalmente, los pectínidos desovan en primavera y verano. Para confirmar este hecho se fondearon colectores todos los meses a lo largo de más de un año, que se recuperaron después de un mes o de dos meses, en dos caladeros protegidos de los pescadores del arrastre: en el Arrecife de Cabanes (Peña et al., 1996) y en el Carreró (Peña et al., 1997). La presencia de semillas fijadas en los colectores es indicativa del desove en el mes anterior al fondeo de los colectores.

En el Arrecife de Cabanes, localizado entre 18 y 20 m de profundidad, la vieira se fijó desde febrero a junio y en noviembre, con un pico en junio, confirmando el desove de invierno y primavera más intenso y un segundo desove en otoño más flojo. La volandeira apareció fijada todos los meses del año, con un pico de abril a junio y otro máximo en febrero, indicando desoves de invierno y primavera. La zamburiña se asentó en los colectores fondeados desde marzo a diciembre, con dos picos en abril y junio, demostrando que las puestas de *M. varia* se producen en primavera, verano y otoño. *F. flexuosus* se observó en los colectores desde mayo a enero, con un pico en agosto, por lo que el desove ocurre desde primavera a otoño. *P. incomparabile* se fijó en pequeño número durante los meses de invierno.

En el caladero Carreró, situado entre 70 y 75 m de pro-



**Figura 4** | Árbol filogenético basado en distancias de 2 parámetros de Kimura calculadas a partir de secuencias de 3 genes mitocondriales y obtenido mediante unión de vecinos (Neighbor joining).

**Figure 4** | Neighbor joining phylogenetic tree based in Kimura 2-parameter distances obtained from 3 mitochondrial genes.

fundidad, *P. jacobaeus* se fijó desde noviembre a julio, con máximos en diciembre, enero y marzo, mostrando desoves seguidos en otoño, invierno y primavera. Tal como ocurrió en el Arrecife de Cabanes, la volandeira desova durante todo el año, mostrando semillas todos los meses y se observaron picos en abril-mayo y en agosto-septiembre, indicando desoves más importantes en primavera y verano. La zamburiña apareció en todos los colectores, excepto en los de otoño, destacando los picos de mayo y junio, confirmando un periodo de puestas desde noviembre a septiembre. *P. clavatum* tiene dos desoves bien marcados, el abundante de primavera-verano, con un pico en junio, y otro reducido en invierno, por lo que las puestas se producen de marzo a julio y luego de noviembre a enero. Las semillas de *P. incomparabile* se encontraron todos los meses del año, con un máximo en los colectores fondeados en agosto y en diciembre. Las semillas de *F. flexuosus* aparecieron en pequeño número en los colectores fondeados desde junio a octubre, demostrando que los desoves se producen de mayo a septiembre. *P. commutatus* se fijó en los colectores fondeados en junio y julio, por lo que su desove se concentra a finales de primavera.

En conclusión, los colectores fondeados en primavera (marzo-abril) y recuperados en otoño (octubre-noviembre) pueden captar las semillas de las tres especies comerciales y del resto de pectínidos. Resultados bastante diferentes a los que describió Margus (1991) en el Adriático norte, con fijaciones de *Pecten jacobaeus* desde marzo a noviembre, con un pico en junio; en que las semillas de *A. opercularis* aparecieron desde septiembre a diciembre y las de *M. varia* en todo el año, con un máximo en agosto.

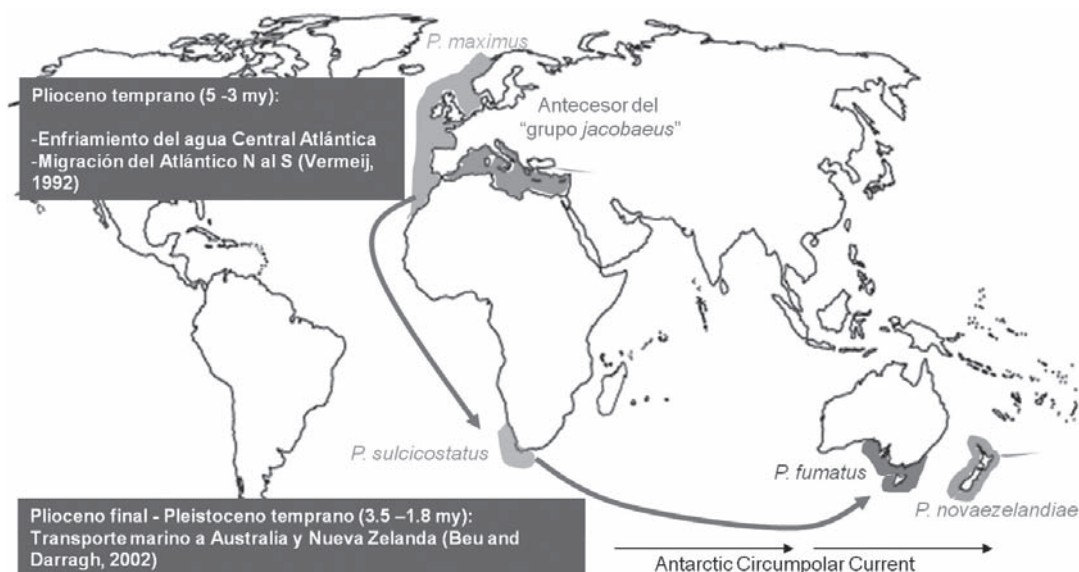
La identificación de las semillas de las diferentes especies de pectínidos que se pueden colectar en la costa de Castellón

es posible siguiendo las claves dicotómicas descritas en los resultados (Anexo 1). Los juveniles de *P. jacobaeus*, *P. incomparabile*, *D. vitreus*, *F. flexuosus*, *F. glaber* y *L. hyalinum* se pueden separar de las seis especies de los grupos *Chlamys* y *Aequipecten* por el contorno. Así, *P. jacobaeus* es la única especie con la aurícula anterior más corta que la posterior y no tiene costillas (Lam. I, 1). El grupo *Dectatopecten* se caracteriza porque la longitud de la charnela es similar a la de la longitud del disco. Las tres especies del grupo se diferencian en que *F. flexuosus* tiene 5 costillas principales y de una a cuatro secundarias entre aquellas (Lam. II, 2), *F. glaber* posee 10 costillas iguales (Lam. II, 3) y *L. hyalinum* carece de costillas, aunque dispone de pequeñas ondulaciones, y las valvas son muy frágiles (Lam. I, 6). De acuerdo con Waller (2006) la subfamilia Pallioliinae contiene seis tribus, de las que la Pallioliini comprende los géneros *Palliolium*, *Placopecten*, *Karnecampia* y *Pseudamussium*. El grupo *Palliolium* se caracteriza porque la aurícula posterior forma con la charnela un ángulo de unos 115° (Lam. I, 3). La diferencia entre *P. incomparabile* y *D. vitreus* reside en que la primera posee en las valvas muchas filas de alvéolos o hendiduras radiales (Lam. I, 2), mientras que *D. vitreus* tiene las valvas completamente lisas, sin costillas ni alvéolos (Lam. I, 5). *Karnecampia bruei* se caracteriza por tener la microescultura de la zona preradial de la valva izquierda con surcos radiales (Lam. II, 6), mientras que *Pseudamussium clavatum* tiene la microescultura de la zona preradial de la valva izquierda enmarcada (Lam. II, 4), con costillas radiales y concéntricas que proporcionan un aspecto de rejilla. El grupo *Aequipecten* tiene la microescultura de la zona preradial de la valva izquierda con alvéolos redondeados y ovalados (Lam. III, 2) y las costillas salen a la misma altura;

la diferenciación de *A. opercularis* (Lam. III, 4), estriba en las costillas regulares y las laminillas concéntricas distribuidas de forma regular (Lam. III, 3), mientras que en *P. commutatus* (Lam. III, 6), las laminillas concéntricas entre las costillas tienen una distribución irregular y oblicua (Lam. III, 5). Finalmente, el grupo *Chlamys* tiene la microescultura de la zona preradial de la valva izquierda formada por alvéolos en “V” o “U” invertidas e irregulares (Lam. IV, 1); la distinción de *C. multistriata* (Lam. IV, 6) respecto a *M. varia* (Lam. IV, 3), reside en que en ésta especie algunas costillas secundarias salen entre las primarias (Lam. IV, 2), y en los flancos se observan algunas protuberancias, mientras que en *C. multistriata* existen muchas costillas secundarias y terciarias y los flancos anterior y posterior están llenos de protuberancias (Lam. IV, 5).

### Diversificación evolutiva de las vieiras del género *Pecten*

Nuestro análisis del origen de las especies de vieiras del “grupo jacobaeus” basado en la divergencia molecular de tres genes mitocondriales, arrojan unas estimaciones de 4,7 – 7,8 millones de años para el origen de *P. sulcicostatus* a partir del grupo *P. maximus* / *P. jacobaeus*, y de 2.8 – 6,5 millones de años para el origen del grupo de especies de Australasia (*P. fumatus* y *P. novaezelandiae*) a partir de la especie surafricana. Estos valores son especialmente rotundos porque están basados en un calibración específica del reloj molecular para el género *Pecten*, basado en la aparición de *P. novaezelandiae* en el registro fósil, que se estima en hace poco más de un millón de años (Beu & Darragh, 2001). Los valores encontrados para la tasa de evolución de *Pecten* (0,0027 – 0,0045 por millón de años) son bajos en com-



**Figura 5** | Modelo de Vermeij-Beu-Darragh (VBD) de la diversificación evolutiva de los pectínidos del “grupo jacobaeus”.

**Figure 5** | The Vermeij-Beu-Darragh (VBD) model for evolutionary diversification of pectinids in the “jacobaeus group”.

paración con las estimaciones para otros grupos. Hay que señalar que aquí hemos realizado una estimación basada en 3 genes conjuntamente. En otra especie, estos genes presentan tasas de evolución muy dispares cuando se consideran individualmente. Es probable que los bajos valores se deban al efecto ponderado de los genes de evolución más lenta.

En cualquier caso, la datación de la divergencia entre el grupo *P. maximus* / *P. jacobaeus* del Atlántico NE y del Mediterráneo y *P. sulcicostatus* de Suráfrica, así como la de las especies europeas respecto a las de Australasia, no es compatible con el modelo FW de diversificación de *Pecten*. Este modelo asume que un vez cerrado el mar de Tetis hace unos 15 millones de años, el contacto entre las regiones indopacífica y atlántica quedó suprimido. Si su origen se estableciese en un antecesor del océano Índico, la datación debería ser mayor que el momento del cierre del Tetis, o sea mayor de 15 millones de años. Sin embargo, los tiempos de divergencias estimados entre los grupos estudiados en este trabajo indican que esto no ha sido así. Al menos el origen de las vieiras de Suráfrica y de Australasia es claramente noratlántico.

Por lo que respecta al origen de las vieiras de Australasia, nuestras dataciones indican que no se trata de especies antiguas originadas por radiación de un antecesor a finales del Plioceno, como propuso Fleming (1957). La separación respecto a las vieiras de Suráfrica es consistente con la hipótesis de Beu & Darragh (2001), que consideran que muchas especies de la fauna de Australia y Nueva Zelanda presentan distribuciones disjuntas en Suráfrica y Suramérica y que esto es debido al efecto transportador de la corriente circumpolar austral, que fluye de oeste a este no lejos de las costas de esas regiones continentales. En cualquier caso, nuestras dataciones moleculares del origen de las vieiras de Australasia excluye la posibilidad de que se trate de especies originadas de un antecesor antiguo presente en el Índico, pues si esto fuera así las dataciones de la divergencia respecto a las vieiras del Atlántico debería ser mayores de 15 millones de años.

En base a todas estas consideraciones, proponemos un nuevo modelo para la diversificación de las vieiras del género *Pecten*, que es aplicable al menos al "grupo jacobaeus" (Fig. 5). Según este modelo, la especie ancestral de todo el grupo habitaba las aguas del Atlántico y del Mediterráneo en el Mioceno. A principios del Plioceno (hace unos 5 millones de años), tuvo lugar un cambio climático que provocó un enfriamiento de las aguas marinas. La temperatura del agua en los trópicos pudo disminuir por debajo de los 20 grados (Vermeij, 1992) y hacerse habitable para las larvas de las vieiras. De esta manera pudo haberse producido un transporte de larvas desde el norte al sur del océano Atlántico, dando lugar al antecesor de *P. sulcicostatus* en Suráfrica. Posteriormente, estos antecesores surafricanos podrían haberse dispersado hasta Australia y Nueva Zelanda ayudados por la corriente Circumpolar Austral, que circula de oeste a este en el sur del océano Pacífico. Nuestras dataciones muestran que esta dispersión tuvo lugar en torno a sólo 1 millón de años después de la llegada a Suráfrica del ancestro noratlántico.

Nuestro estudio se ha basado en datos obtenidos a partir

del genoma mitocondrial. Aunque habitualmente se considera que los genes mitocondriales son ideales para las dataciones porque la variabilidad es esencialmente neutra y la tasa de evolución es bastante uniforme, recientemente estas características están sufriendo una fuerte reconsideración. La selección natural, actuando a través de barridos selectivos (selective sweeps) puede ser responsable de que la tasa de evolución sea muy variable entre linajes y más acelerada en otros. Es aconsejable por tanto reevaluar las conclusiones de nuestro estudio mediante el análisis de secuencias de genes localizados en los cromosomas del núcleo celular. Por otra parte, nuestro estudio no ha incluido todas las especies vivientes de vieira. Lagunas plantean problemas de biogeografía y evolución particularmente relevantes. Existe una forma de vieira en las costas ecuatoriales de África denominada *P. keppelianus* Sowerby III que algunos autores consideran una variedad de *P. maximus*. Es posible que esta forma represente el "eslabón" entre los *Pecten* del Atlántico norte y el Atlántico sur. En el Mar Rojo vive una especie muy interesante (*P. dorotheae* Melvin & Standen) que podría ser un representante directo del último antecesor común de las vieiras ancestrales del Índico, si es que han existido alguna vez, o bien una dispersión hacia el norte de las vieiras surafricanas. Existe una segunda especie de vieira en las aguas de Suráfrica (*P. afrobenedictus*), que habita la costa del océano Índico, y que podría ser una especie próxima *P. earyhtraea* Sowerby II o a *P. sulcicostatus* (Kilburn & Dijkstra, 1995). Obtuvimos muestras preservadas de esta especie en el museo de Historia Natural de Natal, pero no hemos sido capaces de obtener ADN de calidad suficiente para nuestros estudios. La fauna australiana de *Pecten* incluye una tercera especie, *P. modestus*, de las costas occidentales. Los datos obtenidos mediante marcadores alozímicos indican que es una especie bien diferenciada de *P. fumatus* y *P. novaezelandiae* (Woodburn, 1988), y podría ser un eslabón entre las especies de Suráfrica y Australasia. Finalmente, se han descrito especies de vieira que habitan en las costas de Japón, China y SE asiático (*P. excavatus* Anton y *P. albicans* Schröter) que indican la posibilidad de una dispersión transecuatorial hacia el norte, a partir de un ancestro de Australasia. Todos estos problemas de la diversificación evolutiva de las vieiras podrán resolverse en el futuro mediante métodos similares a los empleados en este trabajo.

## Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a las empresas que colaboraron en el fondeo y en la recuperación de los colectores, en especial a la tripulación de la embarcación "Agustín Isabel" del puerto de Peñíscola, y al Dr. Celso Rodríguez-Babío (Universidad de Valencia) y al Dr. R.G. Moolenbeek (Universidad de Amsterdam) por su ayuda en la identificación de algunas de las semillas de pectínidos. También queremos agradecer al Dr. Jay Parsons de Canadá y al Dr. Trevor Probyn (DEA, Suráfrica) la cesión de las muestras de vieiras de Cape Town.



## Bibliografía

- Beu, A. & Darragh, T.A. 2001.** Revision of southern Australian Cenozoic fossil Pectinidae (Mollusca: Bivalvia). *Proc. R. Soc. Victoria*, 113: 1–205.
- Dao, J.C. 1991.** Cultivo de la vieira en Bretaña. In: G. Barnabé (Ed.) *Acuicultura*, Vol. 1, Parte II, Capítulo 5: 369–380. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- Fleming, C.A. 1957.** The genus *Pecten* in New Zealand. *N. Z. Geol. Surv. Paleontol. Bull.* 26: 1–69.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994.** DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.*, 3: 294–299.
- Hall, T.A. 1999.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids. Symp. Ser.*, 41: 95–98.
- Kilburn, R.N. & Dijkstra, H.H. 1995.** A new species of *Pecten* Muller, 1776, from south Africa, with a note on "*Pecten sulci-costatus* var. *casa*" van Bruggen, 1961. *Ann. Natal. Mus.*, 36: 271–279.
- Kimura, M. 1980.** A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of DNA sequences. *J. Mol. Evol.*, 16: 111–120.
- Kumar, S., Tamura, K., Jakobsen, I.B. & Nei, M. 2001.** MEGA2: molecular evolutionary genetics analysis software. *Bioinformatics*, 17 (12): 1244–1245.
- Margus, D. 1991.** Settlement of Pectinid larvae in the Krka River estuary of Yugoslavia. In: *Scallop Biology and Culture* (S.E. Shumway & P.E. Sandifer, eds.) World Aquaculture Society: Baton Rouge, pp. 37–42.
- Mestre, S., Peña, J.B., Fariás, A. & Uriarte, I. 1990 a).** Primeros resultados sobre el ciclo reproductor y de almacenamiento de reservas de *Pecten jacobaeus* L. en las costas de Oropesa (Castellón). *Actas III Cong. Nac. Acuicult.*, 455–460. Pontevedra.
- Mestre, S., Peña, J.B., Fariás, A. & Uriarte, I. 1990 b).** Época natural de freza y ciclo gametogénico de *Pecten jacobaeus* (L.). *Iberus*, 9: 161–167. Valencia.
- Patarnello, T., Volckaert, F.A.M.J. & Castilho, R. 2007.** Pillars of Hercules: is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographic break?. *Mol. Ecol.*, 16: 4426–4444.
- Peña, J.B. & Canales, J. 1993.** Captación de semilla de pectínidos en colectores filamentosos fondeados en la costa de Castellón. *Actas IV Cong. Nac. Acuicult.*, 365–370. Pontevedra.
- Peña, J.B., Canales, J., Rodríguez-Babío, C. & Mestre, S. 1994.** Captación de moluscos y otros organismos mediante colectores filamentosos en la costa de Castellón durante 1991. *Cuadernos de Invest. Biol.*, 18: 211–223. Bilbao.
- Peña, J.B., Mestre, S. & Fariás, A. 1995.** Pectinid settlement on artificial collectors in Castellon, East Spain, in 1990. *Ifremer, Actes de colloques*, 17: 111–114.
- Peña, J.B., Canales, J., Adsuara, J.M. & Sos, M.A. 1996.** Study of seasonal settlements of five scallop species in the western Mediterranean. *Aquaculture Int.*, 4: 253–261.
- Peña, J.B., Canales, J. & Ríos, C. 1997.** Identification of pectinid spat collected in western Mediterranean. *Eleventh Int. Pectinid Workshop, La Paz (México)*: 126–128.
- Peña, J.B., Canales, J., Martín, R. & Ríos, C. 1997.** Captación estacional de semillas de pectínidos en el caladero Carreró (Castellón). *Actas VI Cong. Nac. Acuicult.*, 301–306.
- Peña, J.B., Ríos, C., Peña-Llopis, S. & Canales, J. 1998.** Ultrastructural morphogenesis of pectinid spat from western Mediterranean. An identification way to differentiate seven genera. *J. Shellfish Res.*, 17: 123–130.
- Peña, J.B. 2001.** Taxonomía, morfología, distribución y hábitat de los pectínidos iberoamericanos. Capítulo 1: 1–25. In A.N. Maeda-Martínez (ed.). *Los moluscos pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y Acuicultura*. 501 pp. Editorial Limusa. México. ISBN: 968-18-6385-2.
- Peña, J.B. 2005.** Efecto del tipo de colector sobre el asentamiento de larvas de pectínidos en la costa de Castellón (este de España). *Bol. Inst. Esp. Oceanog.*, 21: 353–360. Madrid.
- Poppe, G.T. & Goto, Y. 2000.** *European Seashells*. Vol. 2 (Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda). ConchBooks, Germany. Pp. 221
- Ríos, C., Sanz, S., Saavedra, C., Peña, J.B. 2002.** Allozyme variation in populations of scallops, *Pecten jacobaeus* (L.) and *P. maximus* (L.), across the Almería-Oran front. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 267: 223–244.
- Rögl, F. 1998.** Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Ann. Nat. Mus. Wien.*, 99A: 279–310.
- Rombouts, A. 1991.** *Guidebook to Pecten Shells*. Crawford House Press, Australia. 157 pp.
- Saavedra, C. 2007.** Recursos genéticos de moluscos y acuicultura. En: Martínez, P. & Figueras, A. (coord.), "Genética y Genómica en acuicultura", pp 65–111. Observatorio Español de Acuicultura, Madrid. Accesible en [http://www.fundacionoesa.es/images/stories/publicaciones/libros/genetica\\_y\\_genomica.pdf](http://www.fundacionoesa.es/images/stories/publicaciones/libros/genetica_y_genomica.pdf).
- Saavedra, C. & Peña, J.B. 2004.** Phylogenetic relationships and genetic diversity of commercial European and Australian king scallops (*Pecten spp.*) based on partial 16S ribosomal RNA gene sequences. *Aquaculture*, 235: 153–166.
- Saavedra, C. & Peña, J.B. 2005.** Nucleotide diversity and Pleistocene population expansion in Atlantic and Mediterranean scallops (*Pecten maximus* and *Pecten jacobaeus*) as revealed by the mitochondrial 16S ribosomal RNA gene. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 323: 138–150.
- Saavedra, C. & Peña, J.B. 2006.** Phylogenetics of American scallops (Bivalvia: Pectinidae) based on partial 16S and 12S ribosomal RNA gene sequences. *Marine Biology*, 150 (2006): 111–119.
- Saitou, N. & Nei, M. 1987.** The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*: 406–425.
- Taguchi, K. & Walford, J. 1976.** Techniques and economics of Japanese scallop culture in Mutsu Bay, Aomori Prefecture. *Scallop Workshop, Baltimore, Ireland*, 11–16 May, 15 pp.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. 1994.** CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.*, 22: 4673–4680.
- Ventilla, R.F. 1977.** Further investigations into the collection of natural scallop spat off the Ardnamurcham coast. *White Fish Auth.*, Field Report 536: 1–22.
- Vermeij, G. 1992.** Trans-equatorial connections between biotas in the temperate eastern Atlantic. *Mar. Biol.*, 112: 343–348.
- Wagner, H.P. 1991.** Review of the European Pectinidae (Mollusca: Bivalvia). *Vita Marina*, 41: 1–48.

**Waller, T.R. 1991.** Evolutionary relationships among comercial scallops (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae). In: S.E. Shumway (Ed.), *Scallops: Biology, ecology & aquaculture*. Chapter 1: 1-73. Elsevier, Amsterdam.

**Waller, T.R. 2006.** New phylogenies of the Pectinidae (Mollusca: Bivalvia): reconciling morphological and molecular approaches. In:

S.E. Shumway and G.J. Parsons (Eds.), *Scallops: Biology, ecology & aquaculture*. Chapter 1: 1-44. Elsevier, Amsterdam.

**Woodburn, L. 1988.** Genetic variation in southern Australasian Pecten. In: Dredge, M.L.C., Zacharin, W.F., Joll, L.M. (Eds.). *Proceedings of the Australasian Scallop Workshop*. Tasmanian Government Printer, Hobart, pp. 226– 240.

#### Cita recomendada:

**Peña, J. B. & Saavedra, C. 2012.** Pectínidos de las aguas de Castellón: faunística, taxonomía y evolución. *Nemus* n° 2. pp. 71-82. Ateneu de Natura. Castelló

**Lámina I:** (arriba izquierda) **1:** Valva izquierda de *P. jacobaeus* L. 1758. **2:** Microestructura de la valva izquierda de *P. incomparabile* Risso, 1826. **3:** Valva izquierda de *P. incomparabile*. **4:** Zona preradial de la valva izquierda de *D. vitreus* Gmelin, 1791. **5:** Valva izquierda de *D. vitreus* Gmelin, 1791. **6:** Microestructura de las costillas de la valva izquierda de *L. hyalinum* Poli, 1795.

**Lámina II:** (arriba derecha) **1:** Costillas de las valvas de *F. glaber* L. 1758. **2:** Valva izquierda de *F. flexuosus* Poli 1795. **3:** Valva izquierda de *F. glaber* L. 1758. **4:** Zona preradial de la valva izquierda de *P. clavatum* Poli, 1795. **5:** Valva izquierda de *P. clavatum* Poli, 1795. **6:** Zona preradial de la valva izquierda de *K. bruei* Payraudeau, 1826.

**Lámina III:** (abajo izquierda) **1:** Valva izquierda de *K. bruei* Payraudeau, 1826. **2:** Zona preradial de la valva izquierda de *A. opercularis* L. 1758. **3:** Costillas de las valvas de *A. opercularis* L. 1758. **4:** Valva izquierda de *A. opercularis* L. 1758. **5:** Costillas de las valvas de *P. commutatus* Monterosato, 1875. **6:** Valva izquierda de *P. commutatus* Monterosato, 1875.

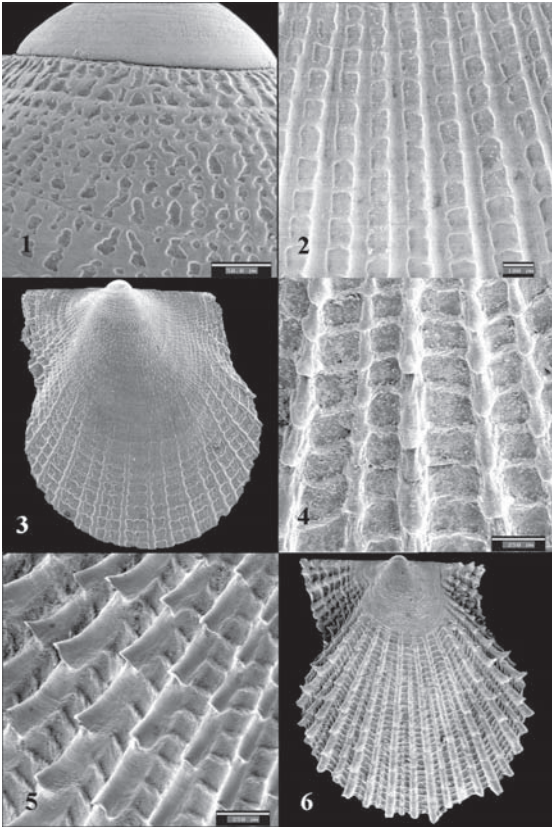
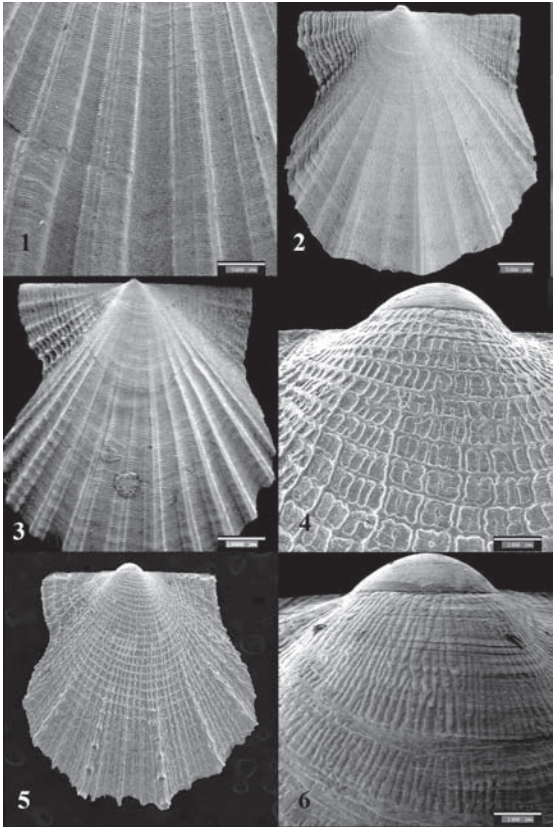
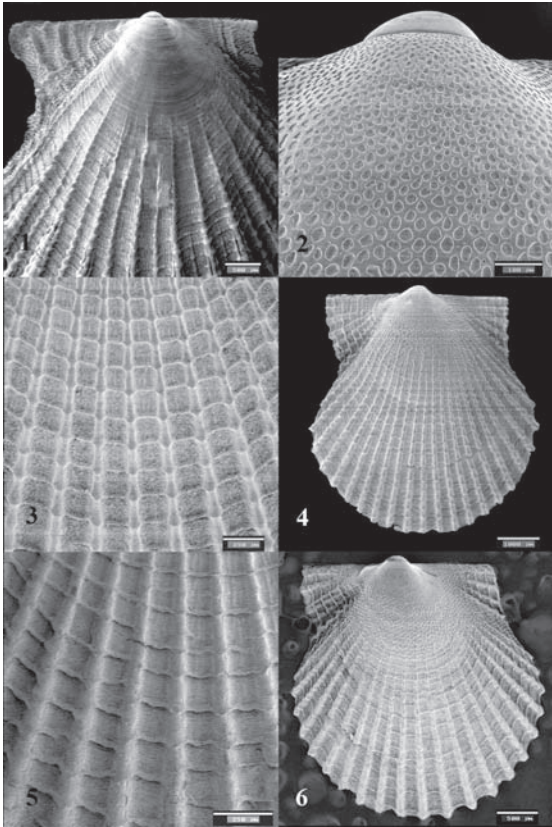
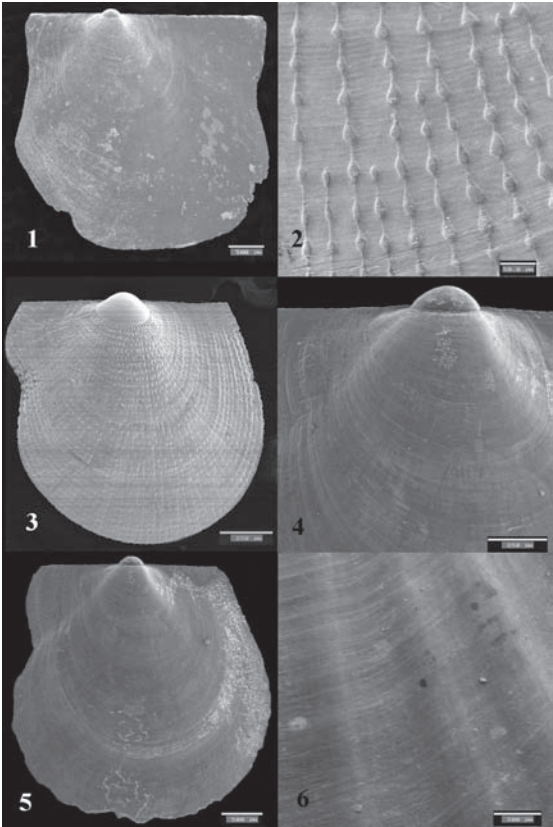
**Lámina IV:** (abajo derecha) **1:** Zona preradial de la valva izquierda de *M. varia* L., 1758. **2:** Costillas de las valvas de *M. varia* L., 1758. **3:** Valva izquierda de *M. varia* L., 1758. **4:** Costillas de las valvas de *C. multistriata* Poli 1795. **5:** Flanco anterior de las costillas de las valvas de *C. multistriata* Poli 1795. **6:** Valva izquierda de *C. multistriata* Poli 1795.

**Plate I.** (up left) **1:** Left valve of *P. jacobaeus* L. 1758. **2:** Microstructure of the left valve of *P. incomparabile* Risso, 1826. **3:** Left valve of *P. incomparabile*. **4:** Preradial zone of the left valve of *D. vitreus* Gmelin, 1791. **5:** Left valve of *D. vitreus* Gmelin, 1791. **6:** Microstructure of the left valve ribs of *L. hyalinum* Poli, 1795.

**Plate II.** (up right) **1:** Ribs of both valves of *F. glaber* L. 1758. **2:** Left valve of *F. flexuosus* Poli 1795. **3:** Left valve of *F. glaber* L. 1758. **4:** Preradial zone of the left valve of *P. clavatum* Poli, 1795. **5:** Left valve of *P. clavatum* Poli, 1795. **6:** Preradial zone of the left valve of *K. bruei* Payraudeau, 1826.

**Plate III.** (bottom left) **1:** Left valve of *K. bruei* Payraudeau, 1826. **2:** Preradial zone of the left valve of *A. opercularis* L. 1758. **3:** Ribs of both valves of *A. opercularis* L. 1758. **4:** Left valve of *A. opercularis* L. 1758. **5:** Ribs of both valves of *P. commutatus* Monterosato, 1875. **6:** Left valve of *P. commutatus* Monterosato, 1875.

**Plate IV** (bottom right) **1:** Preradial zone of the left valve of *M. varia* L., 1758. **2:** Ribs of both valves of *M. varia* L., 1758. **3:** Left valve of *M. varia* L., 1758. **4:** Ribs of both valves of *C. multistriata* Poli 1795. **5:** Anterior flank of the ribs of both valves of *C. multistriata* Poli 1795. **6:** Left valve of *C. multistriata* Poli 1795.



1. La valva izquierda tiene la aurícula anterior más corta que la posterior y sin costillas (Lam. I, 1)  
*P. jacobaeus*  
- La valva izquierda tiene la aurícula anterior más larga que la posterior o son prácticamente iguales (2)
2. La valva izquierda sin costillas y la aurícula posterior forma un ángulo obtuso con la charnela (3)  
- La valva izquierda con costillas radiales y la aurícula posterior forma un ángulo recto (4)
3. La zona preradial y el disco de la valva izquierda poseen filas de alvéolos radiales (Lam. I, 2 y 3)  
*P. incomparabile*  
- La zona preradial de la valva izquierda es completamente lisa (Lam. I, fig. 4) así como el resto de la valva (Lam. I, 5)  
*D. vitreus*
4. La longitud de la charnela es similar a la longitud del disco y con menos de diez costillas (5)  
- La longitud de la charnela es igual o menor que la longitud del disco y con muchas costillas (7)
5. Ambas valvas son frágiles y translúcidas (Lam. I, 6); las costillas son ondulaciones  
*L. hyalinum*  
- Ambas valvas son robustas y las costillas fuertes (Lam. II, 1) (6)
6. La valva izquierda con 5 costillas principales y 1-4 secundarias más estrechas entre aquellas (Lam. II, 2)  
*F. flexuosus*  
- La valva izquierda con 10 costillas iguales (Lam. II, 3)  
*F. glaber*
7. La zona preradial de la valva izquierda enmarcada (Lam. II, fig. 4); con 5 costillas en la valva izquierda y 6 en la derecha (Lam. II, 5)  
*P. clavatum*  
- La valva izquierda con más de 10 costillas radiales (8)
8. La zona preradial de la valva izquierda con surcos radiales (Lam. II, 6); con 11 costillas principales y 10 secundarias (Lam. III, 1)  
*K. bruei*  
- La zona preradial de la valva izquierda con alvéolos redondeados (Lam. III, 2) (9)  
- La zona preradial de la valva izquierda con alvéolos irregulares (Lam. IV, 1) (10)
9. Las 20 costillas son iguales y entre ellas laminillas concéntricas regulares (Lam. III, 3). La aurícula posterior forma un ángulo recto con el margen dorsal (Lam. III, 4)  
*A. opercularis*  
- La valva izquierda con 18 costillas y 17 en la derecha. Laminillas discontinuas entre las costillas (Lam. III, 5). La aurícula posterior forma un ángulo obtuso con el margen dorsal (Lam. III, 5)  
*P. commutatus*
10. La mayoría de las costillas aparecen a la misma distancia del umbo y son casi iguales (Lam. IV, 2); la valva izquierda con 27 a 36 costillas y con algunas protuberancias en los márgenes (Lam. IV, 3)  
*M. varia*  
- Las costillas desiguales por aparecer a diferentes distancias del umbo, formando costillas secundarias y terciarias entre aquellas (Lam. IV, 4); con muchas protuberancias sobre ellas (Lam. IV, 5). La valva izquierda con 42 a 53 costillas (Lam. IV, 6)  
*C. multistriata*